植物研究雑誌
J. Jpn. Bot.
66: 110–124 (1991)

ナナカマド属ハゴロモナナカマド類の分類と花粉形態

大橋広好[a]，星　比呂志[a]，池谷祐幸[b]

[a]東北大学理学部生物学教室　980 仙台市青葉区荒巻字青葉；
[b]農林水産省果樹試験場　305 つくば市藤本2－1

Taxonomy and Pollen Morphology of Hybrids between Sorbus and Micromeles in the Genus *Sorbus* (Rosaceae Subfamily Maloideae)

Hiroyoshi OHASHI[a], Hiroshi HOSHI[a] and Hiroyuki IKETANI[b]

[a]Biological Institute, Faculty of Science, Tohoku University Sendai, 980 JAPAN;
[b]Division of Breeding, Fruit Tree Research Station, Ministry of Agriculture,
Forestry and Fisheries, Tsukuba, 305 JAPAN

(Received on December 1, 1990)

Presumed hybrids between species of the section Sorbus and the section Micromeles in the genus *Sorbus* are studied by examining their gross morphology, pollen viability, and pollen morphology. Four of such *Sorbus*-hybrids are known in Japan. They are *Sorbus* ×*rikuchuensis* Makino, *S.* ×*uzenensis* Koidz., *S.* ×*tangoensis* Koidz., and *S.* ×*kawashiroi* Murata. Based on morphological similarities and distribution, parents of the former three are supposed to be *S. commixta* Hedl. and *S. japonica* (Decne.) Hedl. and, also, those of the last to be *S. commixta* Hedl. and *S. alnifolia* (Sieb. et Zucc.) C. Koch. *Sorbus* ×*rikuchuensis* is therefore the correct name for the former three nothospecies. Pollen grains of these hybrids are examined for the first time. Viability of the pollen grains of the two presumed hybrids shows that 26.6% of *S.* ×*rikuchuensis* and 66.0% of *S.* ×*kawashiroi.* In contrast, the pollen viability of the presumed parent species are all high percentage, i.e., 98.6% of *S. commixta,* 96.4% of *S. japonica,* and 93.1% of *S. alnifolia.* Morphology of pollen grains of *S. commixta, S. japonica,* and *S. alnifolia* can be distinguished from each other in the surface patterns. Their hybrids have intermediate surface patterns between those of the parent species. These facts on pollen grains support that the presumed relationships between the hybrids and their parents.

ナナカマド属の種間雑種と推定される植物群の中には，複葉であるナナカマド類と単葉であるアズキナシ類との間の雑種と考えられる種類がある．ハゴロモナナカマド類（小泉　1933）と呼ばれ，日本では4種が記録されている．これらは外部形態の上から雑種であると推定されてきた．本研究ではこれらの種類の外部形態上の形質について再検討すると共に，ハゴロモナナカマド類の雑種性について花粉形質からも新たに検討してみることおよび4種について分類学的に再検討することを目的とした。

ハゴロモナナカマド類は葉の形に特徴があり，この形質によって認識された植物群である．その葉はふつう複葉であり，葉の基部側には羽状に1－数対の小葉がつき，先端には大形の頂小葉がつく．頂小葉は基部で深く羽状に切れ込むが，切れ込み

は先端に向かって順次浅くなって鋸歯状に変わる．頂小葉基部の羽片の形は葉の基部につく小葉に類似する．このような形態の複葉はあたかも１個の単葉が基部側から次第に複葉に変わりつつあるかのような，複葉と単葉の中間形にみえる（Fig. 1）．１本の小枝につく複数の葉でみると，基部に大形の複葉があり，先端にはときに単葉がつく．単葉は基部の複葉の頂小葉とよく似ている．

このため，ハゴロモナナカマド類は複葉の種と単葉の種の間の雑種と考えられ，ナナカマド類とアズキナシ類とがその両親と推定されている．ナナカマド属の中で，アズキナシ類は単葉であることで羽状複葉のナナカマド類と別の節または亜属として位置づけられている．しかし，この違いに加えて，子房は完全に合着すること，梨果には皮目があり，梨果の上端には萼裂片が宿存しないことによってナナカマド属から区別され，アズキナシ属*Micromeles*として独立属とされることもある（Decaisne 1874, Schneider 1906, Koidzumi 1913, Kovanda and Challice 1981）．アズキナシ類の分類学上の位置については検討すべき問題があるが，ここではナナカマド属に属するものとして扱う．

これまでの研究 ハゴロモナナカマド類の中で最初に発見されたリクチュウナナカマドについて，Makino（1929）は“The leaves of this species are most peculiar in its shape among the various species of Japanese *Sorbus*”と原記載に付記している．このタイプ標本（Prov. Rikuchu. T. Makino. 1928）は花も果実も付けていない標本である（小泉 1933による．タイプ標本はＴＩ，MAK，ＴＮＳで見つからなかった）．リクチュウナナカマドの葉が特殊な形であるため，Makino（1929）はすぐにこれをサンザシ属に訂正した．さらに，その新組合せに付記して，これは多分新属で，それならば，*Crataegosorbus*と呼びたいとした．この学名は裸名であるが，リクチュウナナカマドを*Crataegus*と*Sorbus*の中間形として表わしている．

小泉（1933）はリクチュウナナカマドをデワノハゴロモナナカマドおよびヨサノハゴロモナナカマドとともに初めて雑種と推定した．「本邦産のものは*Sorbus*と*Micromeles*との間品なるべしと思はるれど其証はなし，或は又*Pourthiaea*か*Micomeles*との間品なりやも計り難し，リクチュウナナカマドの如きはナナカマドとウラジロノキとの間品と想像せらる」と記している．

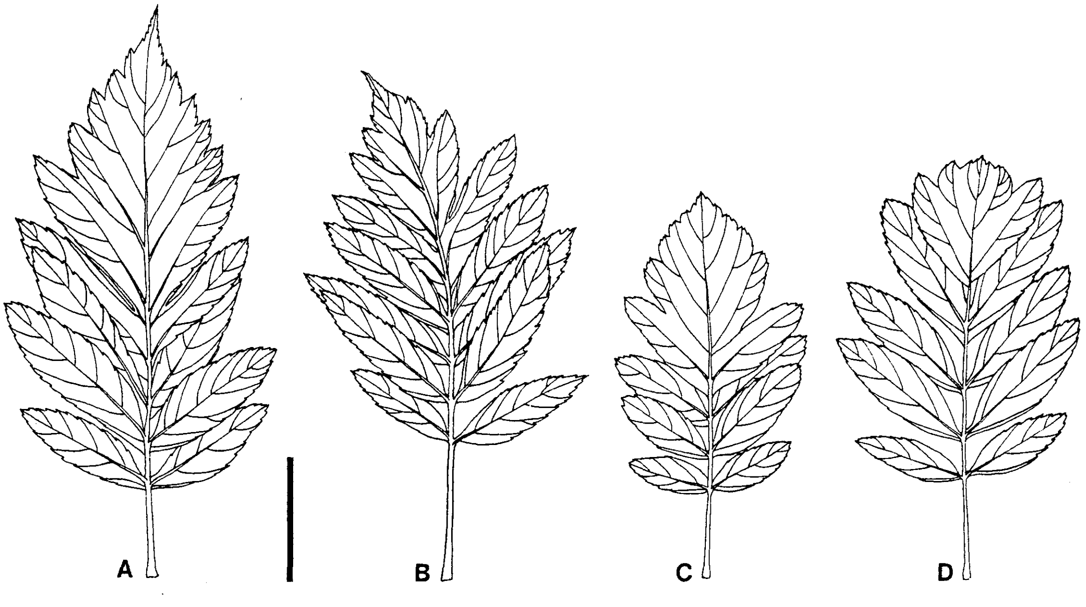


Fig. 1. Leaf morphology of *Sorbus* ×*kawashiroi* (A,B: K. Saito s.n. TUS) and *S.* ×*rikuchuensis* (C,D: K. Saito s.n. TUS). Scale line indicates 3cm. ハゴロモナナカマド類の葉の形態．A,B:カワシロナナカマド，C,D:リクチュウナナカマド．スケールは３cm．

翌年，Koidzumi (1934)はデワノハゴロモナナカマドとヨサノハゴロモナナカマドについて，その花を調べた結果に基づいて，ハゴロモナナカマド属*Ariosorbus*（小泉　1934）を設立した．この属名は*Sorbus*と*Aria*とを合成したものであろう．しかし，*Ariosorbus*の原記載からはこの属の特徴は理解しにくい．原記載にはナナカマド属（アズキナシ類を含む）との区別点は述べられておらず，また，その花の形態の記載はアズキナシ類を除くナナカマド類の花の形態に一致する．*Ariosorbus*は“foliis semipinnatis”とあることが，ナナカマド類とアズキナシ類との中間であることを示しているに過ぎない．

リクチュウナナカマドは花も実も分からないために，その属する*Crataegosorbus*と*Ariosorbus*が同じであるかどうか分からないとして，Koidzumi (1934)はこれをハゴロモナナカマド属に含めなかった．大井（1953）はハゴロモナナカマド類を雑種として位置づけ，「ナナカマドと他の本属植物(*Micromeles*) 又は近似の植物との雑種なるべし」とした．英文日本植物誌（1965）ではそれらの学名を雑種として扱っている．

カワシロナナカマドは北海道（北見国）から報告された．当初から雑種と考えられ，リクチュウナナカマド*S.* ×*rikuchuensis* Makinoに同定された．しかし，伊藤（1968）は，北海道にはウラジロノキが分布しないために，これはナナカマドとアズキナシの雑種の可能性があると推定し，もしこの推測が正しいならばその場合にはこの雑種を*Sorbus* × *kawashiroi* Ko. Itoカワシロナナカマドと命名したいとして，この学名と和名とを仮りに発表した．北村（1979）はこの雑種をアズキナシ×ナナカマドとして認めた．村田（1984）は山形県蔵王山原産で同県上山市で栽培されていたハゴロモナナカマド類の1個体をカワシロナナカマドに同定し，その新分布域を報告すると共に，カワシロナナカマドの学名を*Sorbus* ×*kawashiroi* Ko. Itoとして正式に発表した．

これまでに日本で記録されているハゴロモナナカマド類は以上のように4種類である．発表年代順に分布とともに示せば，リクチュウナナカマド（青森県・岩手県），デワノハゴロモナナカマド（山形県），ヨサノハゴロモナナカマド（京都府）およびカワシロナナカマド（北海道・山形県）である．いずれも個体数は少ない．デワノハゴロモナナカマドはただ1本だけの自生が山形県上山市虚空蔵山に知られており，山形県の天然記念物に指定されている．（以下，各種をリクチュウ，デワ，ヨサ，カワシロと略記する）．

ハゴロモナナカマド類の雑種性

ナナカマド属の属するバラ科ナシ亜科では属間の遺伝的分離が明確ではなく，多くの属間雑種が知られている．また，各属内でも種間の遺伝的分離の程度が弱く，多くの種間雑種や戻し交雑による雑種群の形成が知られている．産まれた雑種の多くは種子を作り，子孫を残す．したがって，この亜科に含まれる分類群では形態的な分化が遺伝的な分化よりも進んでいる．

ナシ亜科植物は散房状の花序に多数の虫媒花をつけ，各種間で花期が重複するので，複数種が同所的あるいは花粉の散布される範囲の地域内に成育している場合にはそれらの種間の雑種が産まれやすいと思われる．複数の種で多くの個体数が生育する地域には，それらの種間雑種の生れる可能性は高いと考えられる．これらの地域ではその雑種が見つけ出される可能性も高いであろうと推測できる．その果実は鳥や哺乳類の餌となるので，食べられたり，つままれて，種子がかなり広く散布される可能性がある．

ナナカマド属はナシ亜科の中でも属間雑種を作る種を多く含み，また多くの種間雑種が知られている属である．ナナカマド属植物の雑種性と倍数性についてはヨーロッパで詳しく研究されている(e. g., Liljefors 1955, Hull and Smart 1984, Jankun and Kovanda 1986).

ハゴロモナナカマド類4雑種の両親はTable 1.のように推定されている．両親とされる種の地理的分布をみると，ナナカマドが北海道，本州，四国，九州に分布し，ウラジロノキは本州，四国，九州に，ナンキンナナカマドは本州（福島県，新潟県以西），四国，九州に，アズキナシは北海道，本州，四国，九州に分布する．これらの種の分布域は高度的にも各地で重複あるいは非常に近接して

Table 1.　Hybrids between Sorbus and Micromeles and their presumed parents.　ハゴロモナナカマド類各種とその推定される両親.

ハゴロモナナカマド類	推定両親（原発表）
リクチュウ S. ×*rikuchuensis*	ナナカマド×ウラジロノキ（小泉　1933） *S. commixta*×*S. japonica*
デワ S. ×*uzenensis*	ナナカマド×ウラジロノキ（奥山　1962） *S. commixta*×*S. japonica*
	ナンキンナナカマド×ウラジロノキ（杉本　1961） *S. gracilis*×*S. japonica*
ヨサ S. ×*tangoensis*	ナンキンナナカマド×アズキナシ（杉本　1961） *S. gracilis*×*S. alnifolia*
	ナナカマド×ウラジロノキ（北村　1979） *S. commixta*×*S. japonica*
カワシロ S. ×*kawashiroi*	ナナカマド×アズキナシ（伊藤　1968，北村　1979，村田　1984） *S. commixta*×*S. alnifolia*

いる地域がある．しかし，ハゴロモナナカマド類について生育地での現地調査記録は少ない．デワノハゴロモナナカマドの自生地ではその両親と推定される種が同所的に生育していないようであり，結城（1977）によれば，上山市虚空蔵山にはウラジロノキは自生するが，ナナカマドは見られないという．

ハゴロモナナカマド類各種の成因とその両親と推定される種の雑種形成について，さらに多くの個体の発見と共にそれらの自生地での植生や個体の分布と生育状態など今後の調査が必要である．ハゴロモナナカマド類雑種第1代とその両親の一方との交雑による雑種，F_1と別の両親の一方との別な雑種など複数の雑種群の形成も予想される．

ハゴロモナナカマド類の分類形質

ハゴロモナナカマド類の各種は形態的には主として葉の形質で区別されている．リクチュウは，原記載によれば，葉は長さ6－11.5 cm，基部で5－8対の小葉に分かれ，上面無毛，下面には伏した白綿毛がうすく散布し，小葉は広被針形または楕円状被針形で鋭頭，不規則に鋭鋸歯があり，葉柄にも白綿毛がある（牧野　1929）．

デワはリクチュウに似るが，葉は長さ4－16 cm，基部に1－4対の小葉があり，葉の裏面に黄白色の軟毛があり，小葉の鋸歯はほとんど全縁に分布し，葉柄にも綿毛がある（小泉　1933，1934）．また，萼の外面には鉄銹色の軟毛がある（小泉　1934）．ヨサは葉の裏面に褐色の軟毛があり，小葉の基部には鋸歯はない（小泉　1933）．

カワシロでは葉は基部に1（－2）対の小葉があり，頂小葉の裂片は5－9対，葉身は長さ3－10cm，鈍頭または鋭頭，上面無毛，下面は帯白色で脈上には伏した軟毛があり，葉柄は上面に軟毛，下面は無毛である．萼の外面は無毛である（伊藤　1968）．

デワは果実をつける．蕚裂片はやや若い果実には残っているが（加藤　TNS 59496），熟したものでは脱落し（Y. Kobayashi 20113 TNS），果実に皮目がない．この形質ではナナカマド類とアズキナシ類の中間である．

リクチュウ，デワ，ヨサは葉の裏面と葉柄に黄白色，白色，または赤褐色の綿毛がある点でよく一致する．また，デワは蕚の外面，花柄，花序軸にも白色，または赤褐色の綿毛がある．この綿毛はウラジロノキの白綿毛に似ており，日本産ナナカマド属の他の種類にない特徴である．この点からリクチュウ，デワ，ヨサの片親はウラジロノキとするこれまでの推定は正しいと思われる．

リクチュウ，デワ，ヨサの托葉は早落性，大形ではなく，小葉は主として広被針形で鋭頭から長鋭尖頭，鋭鋸歯はほぼ中央部から先端にかけてつく．葉裏は淡色であり，帯白色ではない．デワは花が白色である．デワについてはさらに花序の基部につく托葉も小形で早落性である．このような形態的特徴とナンキンナナカマドが福島県・新潟県以西に分布することも考慮すれば，デワの両親をナンキンナナカマド×ウラジロノキとする説（杉本　1961）もあるが，デワの片親はナナカマドと考えるのが正しいであろう．ヨサの由来についてはナンキンナナカマド×アズキナシ（杉本 1961）またはナナカマド×ウラジロノキ（北村　1979）の2説がある．ヨサはデワに比べると小葉および頂小葉の裂片の先端が僅かに鋭く尖るが，これはナナカマドの変異に含まれる形質であり，ナンキンナナカマドに由来すると推測できる形質は見られないので，やはりその両親はナナカマド×ウラジロノキであると思われる．

カワシロはデワとよく似ている．北海道にウラジロノキが分布しないことで，カワシロはナナカマド×アズキナシに由来すると推定された．形態的な形質に関してもこの推定は支持できる．山形県蔵王山で採集された種子から同県上山市で育てられた個体の標本（K. Saito s. n. May 18, 1988 A, B, C TUS）では葉の上面は無毛，下面はほぼ無毛で脈上に伏した軟毛が散生し，蕚の外面が無毛である．これらの点からこの標本はカワシロに当たる．この標本は村田（1984）が初めてカワシロを本州から報告した際の証拠とした標本，K. Saito May 10, 1982（KYO），と多分同じ個体から採られたものであろうと思われる．しかし，原記載に比べると葉の基部に1－4対の小葉があり，葉の下面は淡色で帯白色ではなく，また，小葉や頂小葉裂片の先端は鋭頭から長鋭尖頭またはやや尾状にのびることで異なっている（Fig 1. A, B）．これらの相違点はナナカマドとアズキナシについてそれぞれの形態的変異を考慮してカワシロの形態的形質の変異をみると，カワシロの変異の範囲内に含まれると思われる．すなわち，北海道のものよりも，蔵王のものはナナカマドの形質が強く表現されている形のようである．また，アズキナシで葉の先端が尾状に突出して鋭頭となることはしばしばみられる点である．これらの点から推測すると，ナナカマド×アズキナシ由来とする仮説に矛盾しない．

以上のように，リクチュウとカワシロはウラジロノキとアズキナシを区別する特徴で区別できる．すなわち，リクチュウは葉の裏面，葉柄または花序にうすくまたはやや密に綿毛がある．頂小葉の先端はふつう鋭頭で，長鋭尖頭にはならない．蕚の外面はやや密に綿毛がある．これに対してカワシロでは葉の裏面はほぼ無毛または脈上に伏した軟毛があり，葉柄と花序はほとんど無毛．頂小葉の先端は鈍頭またはやや鋭頭（原記載による）または長鋭尖頭となる．蕚の外面は無毛である．

花粉粒の稔性とサイズ・形の変異

リクチュウとカワシロの雑種性を検定するために，これら2種の他に両親と推定されるナナカマド，ウラジロノキおよびアズキナシについて花粉粒の稔性を調べ，比較した．

花粉粒はおしば標本から採取した．それらの証拠標本はすべてTUS（東北大学理学部生物学教室植物標本室）に保存されており，次のとおりである．

Sorbus × *rikuchuensis* Makino　リクチュウナナカマド　Cultivated at Takano, Kaminoyama City, Yamagata Pref., N. Honshu, JAPAN, alt. ca. 240m. Seeds originally collected from the type tree at Kokuzo-san, Kaminoyama

Table 2. Viability of pollen grains of *Sorbus* hybrids and their presumed parental species. Pollen grains of each sample were stained by cotton blue. Voucher specimens : *S.* ×*rikuchuensis* (K. Saito s.n. TUS), *S.* ×*kawashiroi* (K. Saito s.n. TUS), *S. commixta* (H. Iketani & H. Hoshi no. 775 TUS), *S. japonica* (J. Iketsu & H. Iketani no. 200 TUS), *S. alnifolia* (H. Iketani no. 1718 TUS). ハゴロモナナカマド類とその推定される両親の種の花粉粒の稔性.

	染色粒数 number of stained pollen grains	非染色粒数 number of not stained pollen grains	合計 total number examined	稔性(%) viability
リクチュウナナカマド *S.* ×*rikuchuensis*	85	235	320	26.6
カワシロナナカマド *S.* ×*kawashiroi*	274	141	415	66.0
ナナカマド *S. commixta*	355	5	360	98.6
ウラジロノキ *S. japonica*	317	12	329	96.4
アズキナシ *S. alnifolia*	324	24	348	93.1

City, Yamagata Pref., JAPAN, alt. ca. 340m. Kiyoshi Saito s.n. 25 May 1988 (TUS).

Sorbus × *kawashiroi* Murata カワシロナナカマド Seeds coll. from Mt. Zao. K. Saito 10 May, 1982. Cultivated at Takano, Kaminoyama City, Yamagata Pref., N. Honshu, alt. ca. 240 m. K. Saito s.n. 18 May 1988A (TUS).

Sorbus commixta Hedl. ナナカマド JAPAN, Honshu, Yamagata Pref., Mts. Zao, along "Zao Echo Line", alt. c. 1100m. H. Iketani & H. Hoshi 775 (TUS).

Sorbus japonica (Decne.) Hedlund ウラジロノキ JAPAN, Honshu, Miyagi Pref., Yamamotocho, Abukuma Mountains, Kuboma, alt. 80–150m. J. Iketsu & H. Iketani 200 (TUS).

Sorbus alnifolia (Sieb. et Zucc.) C. Koch アズキナシ JAPAN, N. Honshu, Miyagi Pref., Naruse-cho, Miyato-jima Is., Ohtakamori Peak, alt. c. 40m, 141° 09′ E, 38° 20′ N. H. Iketani 1718 (TUS).

さく葉標本から採取した花粉をFAAに1〜2時間浸した後, Darlington & La Cour (1960) によるコットンブルー・ラクトフェノール溶液で染色し, 光学顕微鏡で検討した. まず, 花粉粒の染色性を調べた (Fig. 2, Table 2). ナナカマド, ウラジロノキ, アズキナシの花粉粒では稔性は93%以上を示す. しかし, リクチュウでは26.6%, カワシロでは66.0%である. カワシロは明らかにリクチュウよりも高いが, ナナカマド, ウラジロノキ, アズキナシよりも低い.

次に染色された花粉粒について大きさを計測した. 雑種においてはその両親にあたる種に比べて極軸長, 赤道直径およびその比において変異の幅が広く, 値のばらつきも大きい例が知られている (Olsson 1974, Strivastava et al. 1977). このことから, 各種の花粉粒について検討する. 極軸長 (Fig. 3 : P) においてはナナカマドが他の4種よりも全体的にやや小形である (平均25.2μm). しかし, 変異の幅は5種間で連続的である (変異の幅を最小値−(平均)−最大値, 標準偏差で示す.

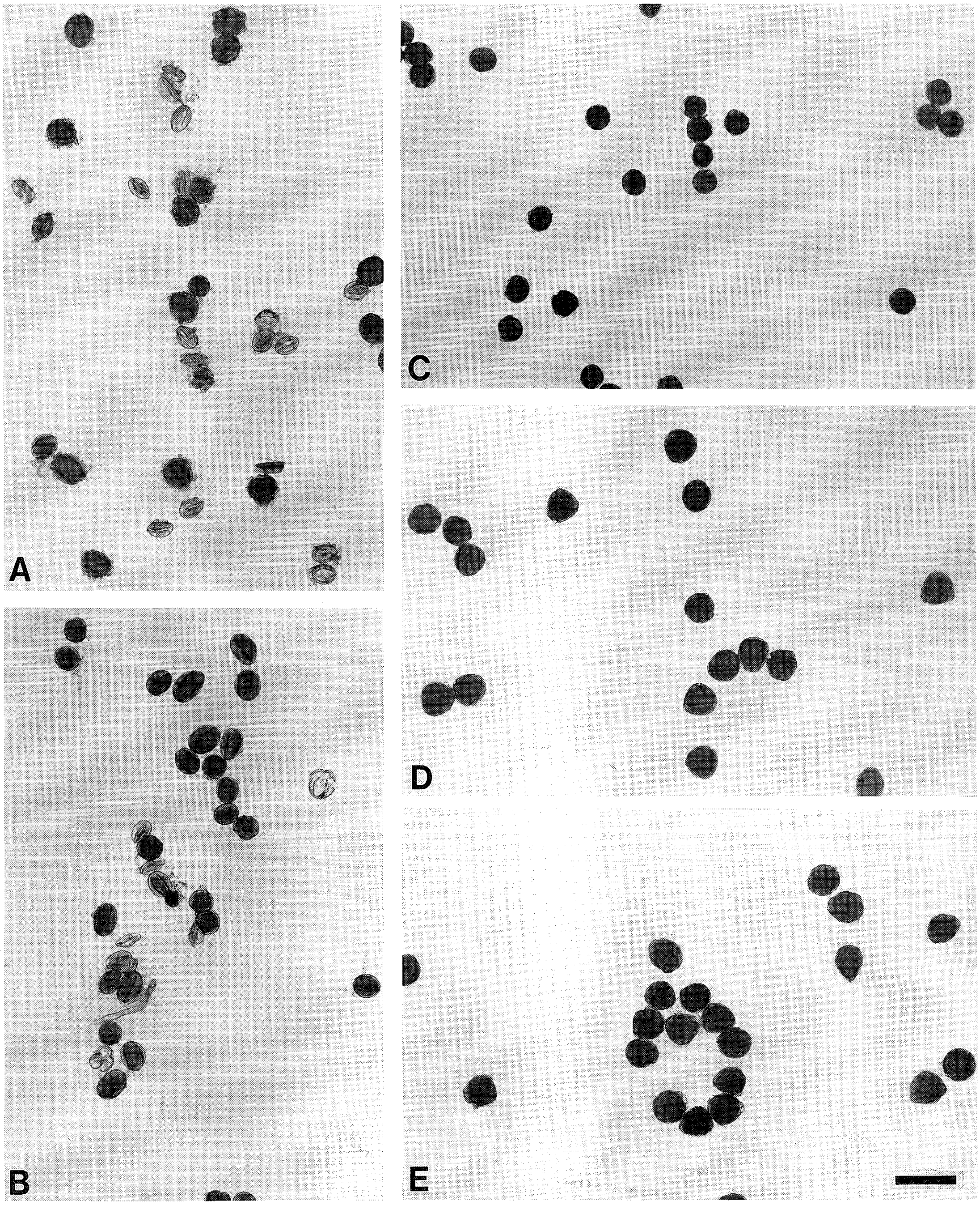


Fig. 2. Viable and sterile pollen grains from the hybrids and their presumed parental species. A: *Sorbus* ×*rikuchuensis* (K. Saito s.n. TUS), B: *S.* ×*kawashiroi* (K. Saito s.n. TUS), C: *S. commixta* (H. Iketani & H. Hoshi no. 775 TUS), D: *S. japonica* (J. Iketsu & H. Iketani no. 200 TUS), E: *S. alnifolia* (H. Iketani no. 1718 TUS). Scale line indicates 50 μm. ハゴロモナナカマド類とその推定される両親の種の花粉粒の稔性．スケールは50 μm.

以下同様にあらわす)．すなわち，リクチュウ22.4−(28.4)−33.5μm，2.61μm，カワシロ22.6−(28.6)−35.1μm，3.22μm，ナナカマド22.9−(25.2)−27.4μm，1.10μm，ウラジロノキ24.9−(27.6)−29.5μm，1.12μm，アズキナシ24.9−(28.3)−30.5μm，1.25μm．各種ごとにみるとリクチュウとカワシロは他の3種よりも変異の幅と値のばらつきが明らかに大きい．

赤道直径 (Fig. 3 : E) をみると，平均値ではウラジロノキ (30.8μm)，アズキナシ (33.4μm) の2種が大きく，リクチュウ (25.1μm) カワシロ (23.7μm)，ナナカマド (23.4μm) は小さい．赤道直径における各種の変異の幅と値のばらつきをみると，リクチュウとカワシロは17.5−(25.1)−9.0μm，2.70μmと18.3−(23.7)−28.7μm，2.21μmであり，他の3種はナナカマド20.3−(23.4)−27.9μm，1.55μmウラジロノキ26.9−(30.8)−33.5μm，1.51μm，アズキナシ28.7−(33.4)−37.6μm，2.08μmである．したがってリクチュウとカワシロは赤道直径の変異の幅と値のばらつきがそれらの両親と推定される種よりも大きい．

極軸長と赤道直径の比 (Fig. 3 : P／E) をまとめてみた．前3種の花粉粒はやや細長く，それに対して後の2種はやや丸形である．すなわち平均値でリクチュウ (1.14)，カワシロ (1.21)，ナナカマド (1.08) が大きく，ウラジロノキ (0.90) とアズキナシ (0.85) では小さい．一方変異の幅と値のばらつきではリクチュウ (0.87−(1.14)−1.55, 0.11) とカワシロ (0.89−(1.21)−1.50, 0.13) が他の3種 (それぞれナナカマド0.94−(1.08)−1.23, 0.065, ウラジロノキ0.80−(0.90)−0.98, 0.038, アズキナシ0.69−(0.85)−0.98, 0.063) より明らかに大きい．

以上のように花粉粒の染色性と花粉サイズと形の変異のデータからリクチュウとカワシロの雑種性について推定すると，リクチュウは花粉稔性が低く，サイズの変異幅の大きい点からも明らかに雑種であると考えられる．カワシロは花粉稔性がリクチュウよりも高いが (しかしナナカマド，ウラジロノキ，アズキナシよりは低い)，花粉粒の大きさおよび形の変異の幅やばらつきが大きい点から，やはり雑種であると考えられる．

花粉形態の比較

日本産ナナカマド属植物の花粉粒の形態はこれ

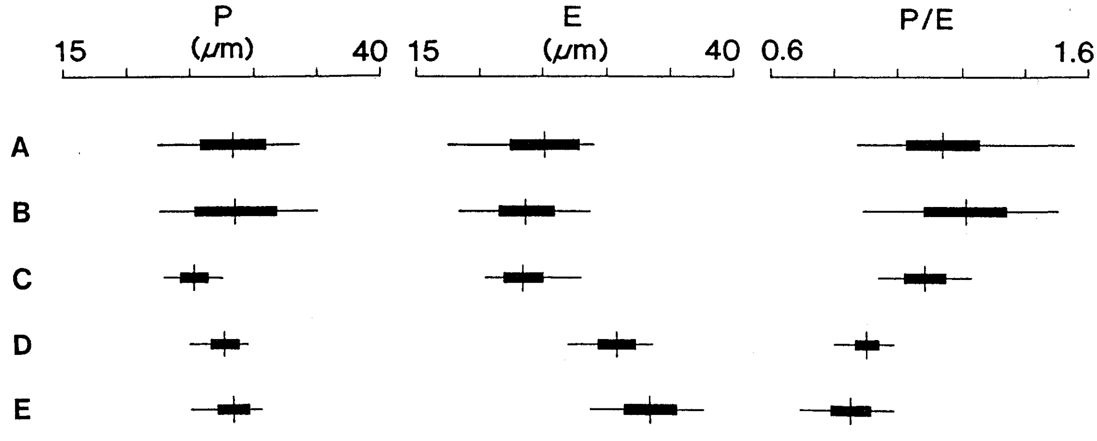


Fig. 3. Variation of pollen size and shape of *Sorbus* hybrids and their presumed parental species. All samples were counted under light microscope based on 50 grains which were stained by cotton blue. P: polar length, E: equatorial diameter. P/E: ratio of polar length and equatorial diameter. Horizontal lines indicate whole range of variation; position of vertical lines is mean value; and squares show mean value ± standard deviation. A: *Sorbus* × *rikuchuensis* (K. Saito s.n. TUS), B: *S.* × *kawashiroi* (K. Saito s.n. TUS), C: *S. commixta* (H. Iketani & H. Hoshi no. 775 TUS), D: *S. japonica* (J. Iketsu & H. Iketani no. 200 TUS), E: *S. alnifolia* (H. Iketani no. 1718 TUS). ハゴロモナナカマド類とその推定される両親の種の花粉粒の大きさ．コットンブルーで染色されたもののみについて光学顕微鏡下で各50粒を計測．P: 極軸長，E: 赤道直径，P／E: 極軸長と赤道直径の比．横線は変異の幅，縦線は平均値の位置，黒ぬりの四角は平均値±標準偏差を示す．

まで幾瀬（1956），中村（1980）によって報告され，ヨーロッパ産のものについてはErdtman et al.（1961），Reitsma（1966），Eide（1981），Boyd and Dickson（1987）等の研究がある．これらによるとナナカマド属の花粉は三溝孔粒で外膜模様は線状紋と記載されている．一方，ケシ科*Meconopsis*では雑種の花粉粒の外膜模様が両親にあたる種の花粉粒の外膜模様の中間的形態を示す例が知られている（Henderson 1972）．この点からナナカマド属における雑種性を花粉粒の外膜模様の詳細な比較研究から明らかにできる可能性があると判断した．しかし，ナナカマド属花粉の線状紋は非常に微細な構造であり，外膜模様の詳しい形態を明らかにするためには電子顕微鏡による観察が必要である．これまで電子顕微鏡を用いた研究は数少なく，Eide（1981）によって初めてヨーロッパ産ナナカマド属4種が検討されたが，日本産ナナカマド属の花粉粒についての知識はまだ光学顕微鏡による研究にとどまっている．

そこで，リクチュウとカワシロおよびこれらの両親と推定されているナナカマド，ウラジロノキ，アズキナシの花粉粒の形態を走査型電子顕微鏡（SEM）を用いて明らかにし，外膜模様にみられる特性から相互関係を研究しようと試みた．材料はおし葉標本（Table 2）から採取し，これをアセトリシス処理し，臨界点乾燥ののち金でスパッタ・コーティングを行なってSEM用試料とした．

調べた5種の花粉粒の一般的形態は次のとおりである（Figs. 4 - 7）．

花粉は3溝孔粒で，扁平体形から長球形．極軸

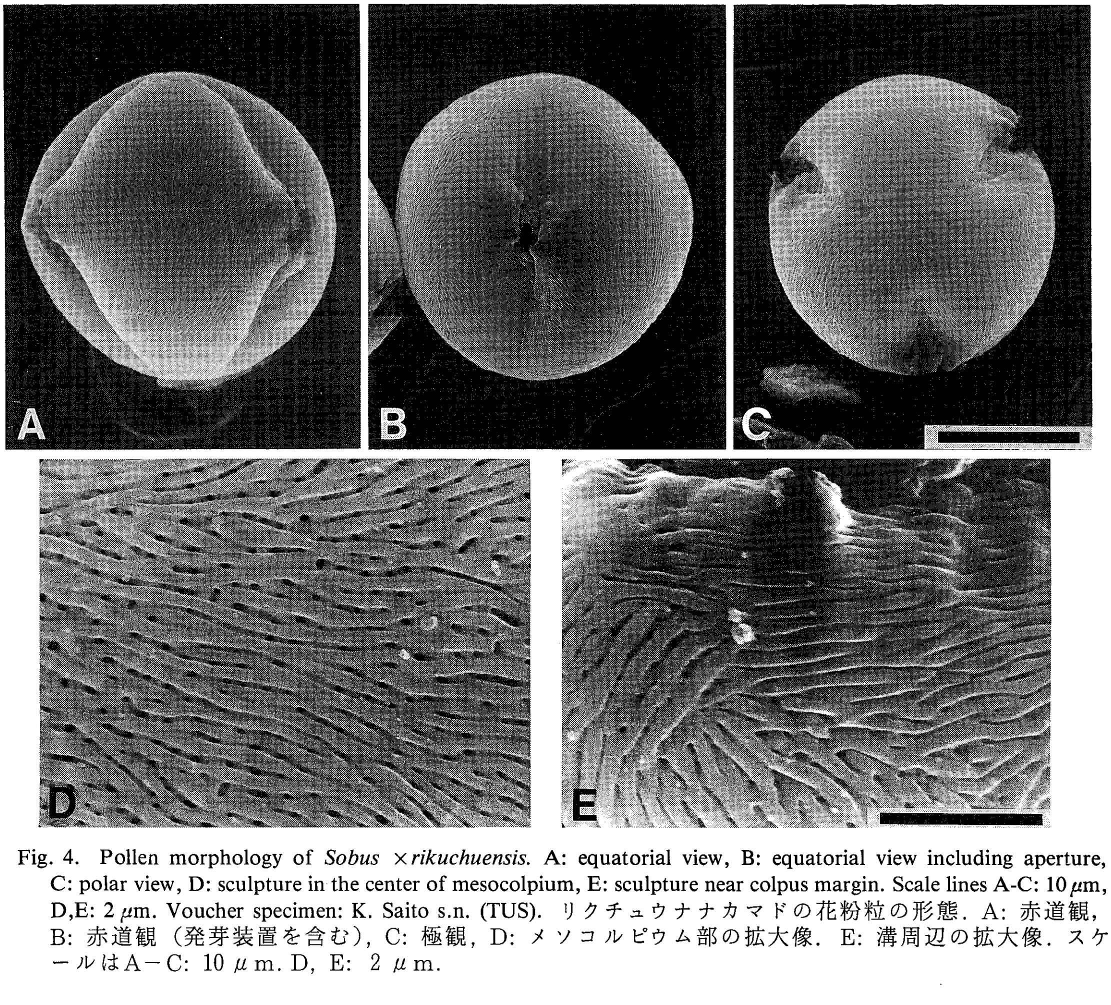


Fig. 4. Pollen morphology of *Sobus* ×*rikuchuensis*. A: equatorial view, B: equatorial view including aperture, C: polar view, D: sculpture in the center of mesocolpium, E: sculpture near colpus margin. Scale lines A-C: 10 μm, D,E: 2 μm. Voucher specimen: K. Saito s.n. (TUS). リクチュウナナカマドの花粉粒の形態．A: 赤道観，B: 赤道観（発芽装置を含む），C: 極観，D: メソコルピウム部の拡大像．E: 溝周辺の拡大像．スケールはA－C: 10 μm. D, E: 2 μm.

長は22−35μm，赤道直径は17−38μm．輪郭は赤道観で円形またはやや楕円形，極観で円形から丸みを帯びた三角形．発芽装置の長さは極軸長の約7／8．内口は横長口で極軸方向の長さは2−3μm，赤道方向の長さは5−6μm．

外膜模様はメソコルピウムの中央部では線状紋で全体に指紋状．うねの流れる方向は極軸または赤道に平行かときに渦巻状となる．うねは平行に並ぶことが多いが，Y字形に分岐しあるいはうね同士が連結することも多い．うねとうねの間には溝があり溝には小穴が1列に並ぶ．うねの幅は0.2−0.3μm．溝の幅は0.05−0.1μm．うねの幅，うねの分岐・連結の頻度，溝の幅，小穴の密度には変異がある．

発芽装置の溝周辺では外膜模様は線状紋となるが，メソコルピウムの中央部に比べてうねの間隔はせまく小穴の密度が低い傾向がある．またうねは発芽溝に沿って平行に走ることが多い．

ナナカマド（Fig. 6），ウラジロノキ（Fig. 7）およびアズキナシ（Fig. 7）の3種の間では外膜模様のうねの幅，うねの分岐の程度，溝の幅と小穴の密度で違いがみられた．すなわちナナカマドではうねは幅広く，分岐の頻度が高く，溝の幅は広く，小穴の密度は高い．ウラジロノキではうねの幅は狭く，ほとんど分岐せず，溝の幅は狭く，小穴の密度は低い．アズキナシはナナカマドに似ているがナナカマドに比べてうねの幅が狭い．

リクチュウ（Fig. 4）とカワシロ（Fig. 5）の花粉粒はうねの分岐の頻度が高く，溝の幅が広く，小穴の密度が高い点で，ナナカマドの花粉粒の形

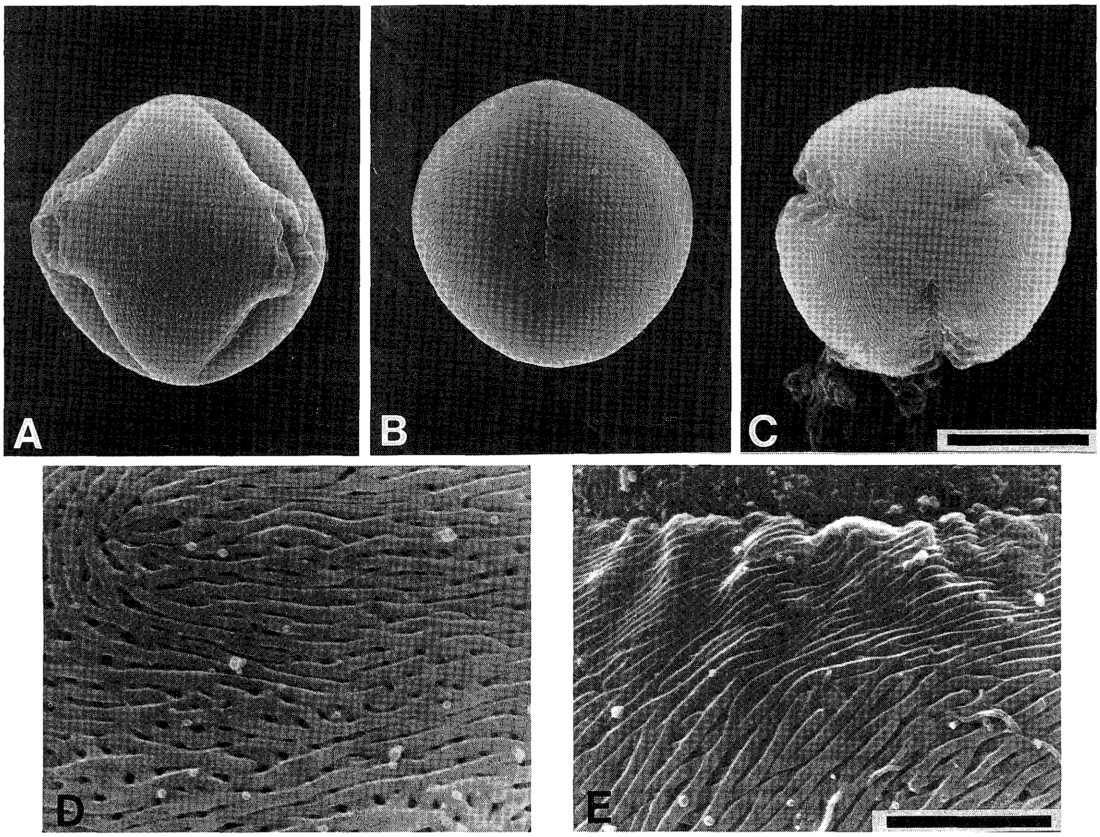


Fig. 5. Pollen morphology of *Sorbus* ×*kawashiroi*. A: equatorial view, B: equatorial view including aperture, C: polar view, D: sculpture in the center of mesocolpium, E: sculpture near colpus margin. Scale lines A-C: 10 μm, D,E: 2 μm. Voucher specimen: K. Saito s.n. (TUS). カワシロナナカマドの花粉粒の形態．A: 赤道観，B: 赤道観（発芽装置を含む），C: 極観，D: メソコルピウム部の拡大像，E: 溝周辺の拡大像．スケールはA−C: 10μm，D，E: 2μm．

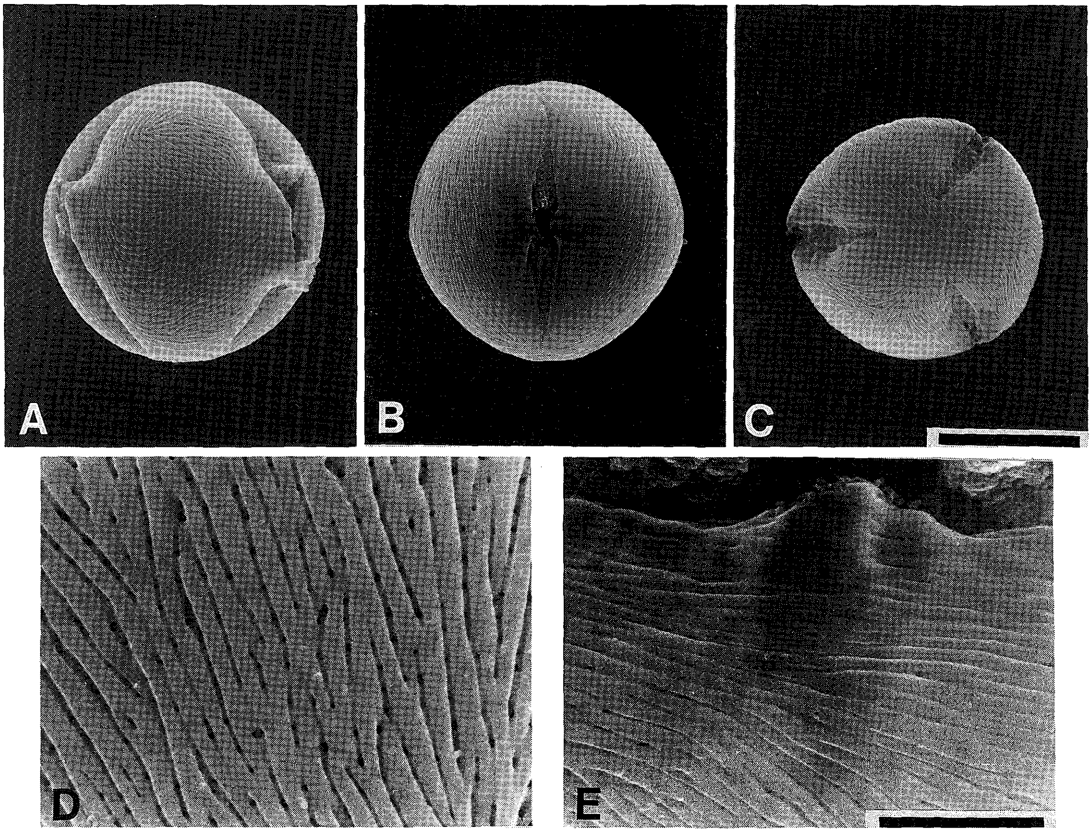


Fig. 6. Pollen morphology of *Sorbus commixta*. A: equatorial view, B: equatorial view including aperture, C: polar view, D: sculpture in the center of mesocolpium, E: sculpture near colpus margin. Scale lines A-C: 10 μm, D,E: 2 μm. Voucher specimen: H. Iketani & H. Hoshi no. 775 (TUS). ナナカマドの花粉粒の形態．A: 赤道観，B: 赤道観（発芽装置を含む），C: 極観，D: メソコルピウム部の拡大像．E: 溝周辺の拡大像．スケールはA－C: 10 μm．D, E: 2 μm．

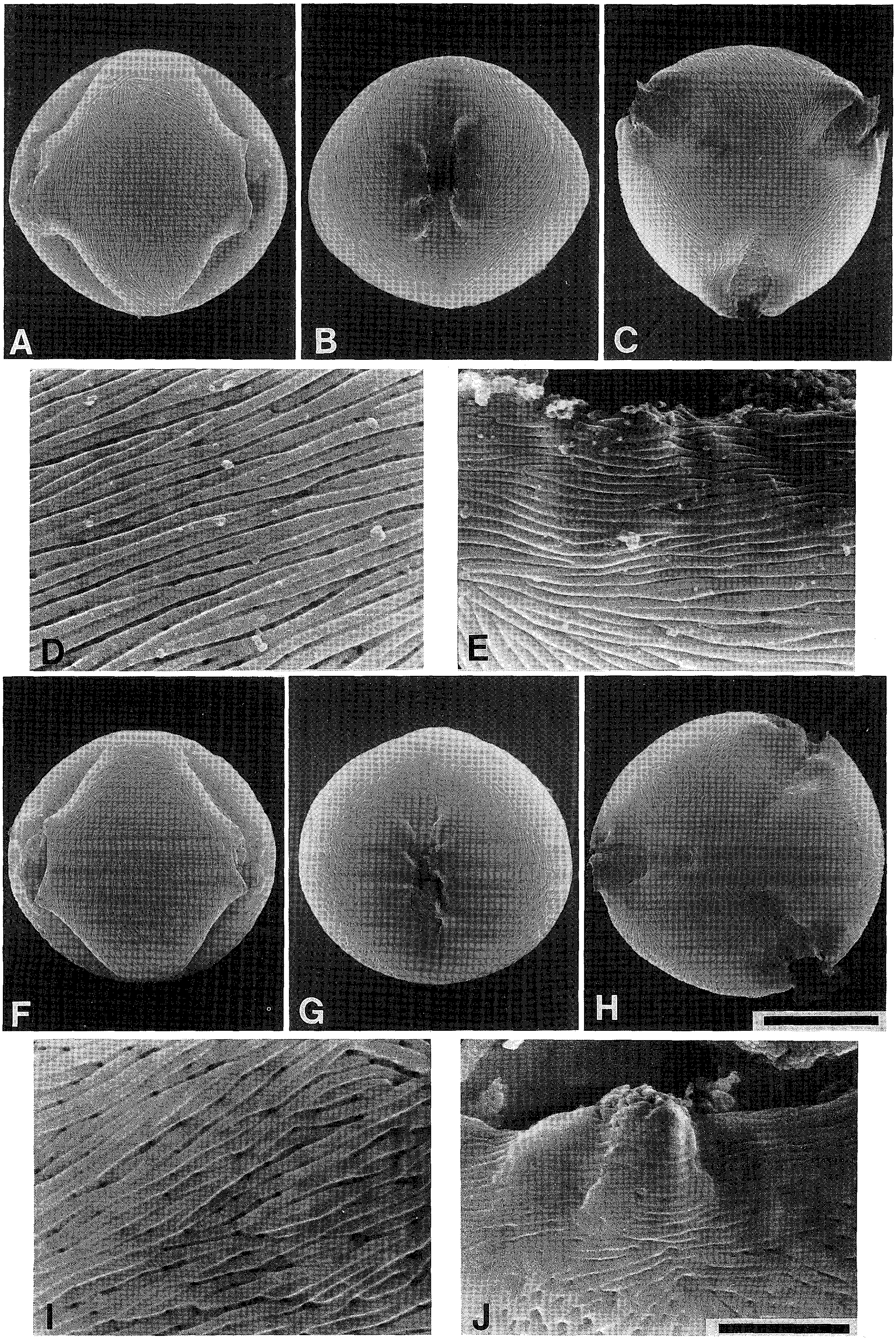
態に類似していた．またうねの幅が狭い点ではウラジロノキとアズキナシに似ていた．

以上のように，ナナカマド，ウラジロノキおよびアズキナシの花粉粒の形態は非常によく似ているが，外膜の表面模様が異なると判断される．花粉粒外膜の表面模様に関して，リクチュウとカワシロはナナカマドとウラジロノキまたはナナカマドとアズキナシの中間的形態を示す．リクチュウとカワシロの間では花粉形態の差異はみられなかった．

学名と和名の整理

国際植物命名規約1988，H. 4条によれば，両親が同じと推定される雑種は同一雑種分類群として扱わねばならない．以上に述べてきたように，ハゴロモナナカマド類としてナナカマド×ウラジロノキおよびナナカマド×アズキナシの2雑種分類群を認めることができる．これらは雑種第一代

Fig. 7. Pollen morphology of *Sorbus japonica* (A-E) and *S. alnifolia* (F-J). A, F: equatorial view, B, G: equatorial view including aperture, C, H: polar view, D, I: sculpture in the center of mesocolpium, E, J: sculpture near colpus margin. Scale lines A-C, F-H: 10 μm, D, E, I, J: 2 μm. Voucher specimens: A-E; J. Iketsu & H. Iketani no. 200 (TUS), F-J; H. Iketani no. 1718 (TUS). ウラジロノキ（A－E）およびアズキナシ（F－J）の花粉粒の形態．A, F: 赤道観，B, G: 赤道観（発芽装置を含む），C, H: 極観，D, I: メソコルピウム部の拡大像，E, J: 溝周辺の拡大像．スケールはA－C, F－H: 10 μm, D, E, I, J: 2 μm.


A
B
C
D
E
F
G
H
I
J

と考えられる。ナナカマド×ウラジロノキに対してこれまで4つの名が与えられているが，最初の学名と和名を採用し，リクチュウナナカマド *Sorbus* ×*rikuchuensis* Makinoとする．ナナカマド×アズキナシはカワシロナナカマド*S.* ×*kawashiroi* Murataである．

学名，異名，文献，和名，分布などを整理すると，次のとおりとなる．

1） リクチュウナナカマド（ナナカマド×ウラジロノキ）

Sorbus ×**rikuchuensis** Makino in J. Jap. Bot. **6** : 7 (1929), pro sp. Makino & Nemoto, Fl. Jap. 351 (1931). Koidz. in Act. Phytotax. Geobot. **2** : 52 (1933). Ohwi, Fl. Jap. 669 (1953), pro sp. ; l. c. ed. Engl. 551 (1965), pro hybr. ; 1. c. ed. rev. 779 (1965), pro sp. Sugimoto, New Key Japanese Tr. 234 (1961), pro hybr. Kitamura in Kitamura & Murata, Col. Ill. Wood. Pl. Jap. **2** : 35 (1979). Kitagawa, Ohwi's Fl. Jap. 883 (1983). Ohashi in Wild Fl. Jap. Wood. **1** : 220 (1989), pro hybr.

=**S. commixta** Hedl. ×**S. japonica** (Decne.) Hedl.

Crataegus rikuchuensis (Makino) Makino in J. Jap. Bot. **6** : 11 (1929).

Sorbus uzenensis Koidz. in Act. Phytotax. Geobot. **2** : 52 (1933). Ohwi, Fl. Jap. 669 (1953) ; l. c. ed. Engl. 551 (1965), "*S.* ×*uzenensis* (Koidz.) Koidz." ; l. c. ed. rev. 779 (1965).

Sugimoto, New Key Japanese Tr. 235 (1961), pro hybr. Okuyama, Col. Ill. Wild Pl. Jap. **6** : 109, pl. 495−1(1962). Terasaki's Ill. Fl. Jap. 344, fig. 1330 (1977). Kitamura, l. c. **2** : 35 (1979), "*S. uzenensis* (Koidz.) Koidz.", pro syn. Kitagawa, l. c. 883 (1983). Ohashi, l. c. **1** : 220 (1989), pro hybr. Inami in Bull. Bot. Soc. Tohoku **6** : 5, fig. 1 (1989).

〔*Crataegosorbus uzenensis* Koidz. in Act. Phytotax. Geobot. **2** : 52 (1933), nom. nud., pro syn.〕

Sorbus tangoensis Koidz. in Act. Phytotax. Geobot. **2** : 52 (1933). Ohwi, Fl. Jap. 669 (1953) ; l. c. ed. Engl. 551 (1965), "*S.* ×*tangoensis* Koidz." Sugimoto, New Key Japanese Tr. 235 (1961), pro hybr. Kitamura, l. c. 35 (1979), pro syn. Kitagawa, l. c. 883 (1983). Ohashi, l. c. **1** : 220 (1989), pro hybr.

〔*Crataegosorbus tangoensis* Koidz. in Act. Phytotax. Geobot. **2** : 52 (1933), pro syn.〕

Ariosorbus uzenensis (Koidz.) Koidz. in Yuhki, Fl. Yamagata 39 & in Act. Phytotax. Geobot. **3** : 146 (1934), "*A. uzenensis* Koidz." Ohwi, Fl. Jap. 669 (1953), pro syn. ; l. c. ed. Engl. 551 (1965), "×*A. uzenensis* (Koidz.) Koidz.", pro syn.

Ariosorbus tangoensis (Koidz.) Koidz. in Act. Phytotax. Geobot. **3** : 147 (1934), "*A. tangoensis* Koidz.". Ohwi, Fl. Jap. 669 (1953), pro syn. ; l. c. ed. Engl. 551 (1965), "×*A. tangoensis* (Koidz.) Koidz.", pro syn.

和名：リクチュウナナカマド（牧野 1929）〔異名：ハゴロモナナカマド（小泉 1933），デワノハゴロモナナカマド（小泉 1933），ヨサノハゴロモナナカマド（小泉 1933）〕.

分布：青森県，岩手県，山形県および京都府．

デワノハゴロモナナカマドは植物分類地理 **2** : 52（1933）に学名を「*Sorbus uzenensis* Koidz. nov. *Crataegosorbus uzenensis* Koidz.」として，簡単な和文の記載を付けて発表された．この発表は国際植物命名規約（1988）36.1条のもとで*S. uzenensis* Koidz.の正式な発表として有効である．*C. uzenensis* Koidz. の発表は無効であり，これは裸名である．後に小泉（1934）はこの種を新属ハゴロモナナカマド属の新種として詳しく記載し，*Ariosorbus uzenensis* Koidz. と命名し，その下に*S. uzenensis* Koidz. を裸名（nom. nud.）として*C. uzenensis* Koidz. と共に引用した．しかし，*Ariosorbus uzenensis* は新組合せで，その著者名は(Koidz.) Koidz. となる．ヨサノハゴロモナナカマドの学名も同様で*Sorbus tangoensis* Koidz.（1933）が正式な発表で，*Ariosorbus tangoensis* (Koidz.) Koidz. は新組合せとなる．

リクチュウナナカマドの正名と異名のタイプ標本をここでは選定しなかった．*Sorbus* ×*rikuch-*

*uensis*のタイプ標本は，前述のように，見つけ出せなかった．ネオタイプを選定する必要があろう．*Sorbus uzenensis* のタイプは原記載では羽前国とだけ記されているが，山形県植物誌39ページで3枚のシンタイプが引用されているので，KYOでレクトタイプを選ばねばならない．*Sorbus tangoensis* のタイプは原記載でも *Ariosorbus tangoensis* の発表でも丹後国とだけ記されている．

2) カワシロナナカマド（ナナカマド×アズキナシ）

Sorbus ×kawashiroi Murata in Act. Phytotax. Geobot. **35** : 36 (1984), "S. × kawashiroi Ko. Ito". Type : Hokkaido. 11 Sept. 1961 Z. Kawashiro KYO－holo, SAP－iso.

＝**S. alnifolia** (Sieb. & Zucc.) C. Koch × **S. commixta** Hedl.

Sorbus ×*kawashiroi* Ko. Ito in J. Geobot. **16** : 104 (1968), non Makino 1929.

〔*Sorbus* ×*kawashiroi* Ko. Ito in J. Geobot. **16** : 104 (1968), pro syn. & l. c. 105, in adnota, nom. nud. Hatusima, Wood. Pl. Jap. 720 (1976). Ohashi in Wild Fl. Jap. Wood. **1** : 220 (1989)〕.

和名：カワシロナナカマド（伊藤 1968），エゾノハゴロモナナカマド（杉本 1978）．

分布：北海道および山形県．

国際植物命名規約1988の46.3条では学名の正式な発表者がこの学名の著者を他の人物にした場合に，この正式に発表された学名の著者の引用法を定めている（大橋 1990）．これは現行の命名規約から規則となったもので，この引用方法に従えば，カワシロナナカマドの正しい著者名はMurataまたはKo. Ito ex Murataとなり，単にKo. Itoとするのは正しくないことになった．

本研究ではTUS所蔵の標本以外に，MAK，TI，TNS，TUSおよび岩手大学教育学部植物標本室の標本を利用した．これらのハーバリウムを管理している方々にお礼申し上げたい．また，次の方々に感謝する．宮城県白石市の上野雄規氏に本研究に用いたデワノハゴロモナナカマドとカワシロナナカマドの標本をTUSに寄贈していただいた．牧野標本館伊藤元己博士はリクチュウナナカマドのタイプ標本の所在についてMAKの標本を確かめていただき，また伊藤浩司博士はSAPのカワシロナナカマドのタイプ標本を調べて下さった．東北大学名誉教授相馬寛吉博士には本文中で扱った花粉の記載を原稿の段階で読んでいただいた．

参考文献

Boyd W. E. and Dickson J. H. 1987. The pollen morphology of four *Sorbus* species, with special reference to two Scottish endemic species, *S. arranensis* Hedl. and *S. pseudofennica* E. F. Warb. Pollen et Spores **29** : 59－72.

Darlington C. D. and La Cour L. F. 1960. The handling of chromosomes. 3 ed. Allene & Unwin, London, 248 pp.

Decaisne J. 1874. Mémoire sur la famille des Pomacées. Nouv. Arch. Mus. Paris **10** : 113－192.

Eide F. 1981. Key for northwest European Rosaceae pollen. Grana **20** : 101－118.

Erdtman G., Berglund B. and Praglowski J. 1961. An introduction to a Scandinavian pollen flora. Almqvist & Wiksell, Stockholm.

Henderson D. M. 1972. The hybrid pollen of *Meconopsis* ×*cookei*. Grana **12** : 52－56.

Hull P. and Smart G. J. B. 1984. Variation in two *Sorbus* species endemic to the Isle of Arran, Scotland. Ann. Bot. **53** : 641－648.

幾瀬マサ 1956. 日本植物の花粉. 303pp. 廣川書店. 東京.

Ito K. 1968. Observations on Northern Japanese plants (8). 北陸の植物 **16** : 104－106.

Jankun A. and Kovanda M. 1986. Apomixis in *Sorbus sudesica*. Preslia **58** : 7－19.

北村四郎 1979. ばら科. 北村・村田源，原色日本植物図鑑 木本篇(Ⅱ). 保育社，大阪.

Koidzumi G. 1913. Conspectus Rosacearum Japonicarum. J. Coll. Sci. Univ. Tokyo **34**.

小泉源一 1933. 日本産はごろもなゝかまど類. 植物分類，地理 **2** : 52.

Koidzumi G. 1934. Contributiones ad Floram Asiae Orientalis. 植物分類，地理 **3**：146－147.

Kovanda M. and Challice J. S. 1981. The genus *Micromeles* revisited. Folia Geobot. Phytotax. **16**：181－193.

Liljefors A. 1955. Cytological studies in *Sorbus*. Act. Hort. Berg. **17**：47－113.

Makino T. 1929. A contribution to the knowledge of the flora of Japan. 植物研究雑誌 **6**：11.

村田源 1984. 植物分類雑記 15. 植物分類，地理 **33**：36.

中村純 1980. 日本産花粉の標徴 I & II. 大阪市立自然史博物館収蔵資料目録. 第12集，13集. 157pls. 91pp.

大井次三郎 1953. 日本植物誌. 至文堂，東京.

Ohwi J. 1965. Flora of Japan. Smithonian Institution.

大橋広好 1989. バラ科ナナカマド属. 佐竹義輔他（編），日本の野生植物 木本 I. pp. 217－220. 平凡社，東京.

—— 1990. 学名の著者名，国際植物命名規約46.3条の日本植物への適用. 植物研究雑誌 **65**：248－256.

奥山春季 1962. 原色日本野外植物図譜 **6**. 誠文堂新光社，東京.

Olsson U. 1974. A biometric study of the pollen morphology of *Linaria vulgaris* (L.) Miller and *L. repens* (L.) Miller (Schrophulariaceae) and their hybrid progeny in F_1 and F_2 generations. Grana **14**：92－99.

Reitsma T. 1966. Pollen morphology of some European Rosaceae. Act. Bot. Neel. **15**：290－307.

Schneider C. K. 1906. Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde **1**：700－704. Gustav Fischer in Jena.

杉本順一 1961. 日本樹木総検索誌. 六月社.

—— 1978. 新日本樹木総検索誌. 井上書店，東京.

Strivastava V., Pal M. and Nair P. K. K. 1977. A study of the pollen grains of *Amaranthus pinosus* Linne and *A. dubidus* Mart ex Thellung and their hybrids. Rev. Palaeobot. Palynol. **23**：287－291.

結城嘉美 1934. 山形県植物誌. 山形.

—— 1977. 続やまがた植物記. 金馬会，山形.